Vestnik zoologii, **37**(1): 61–78, 2003

УДК 594.38

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СВЯЗЬ ЗАМЫКАТЕЛЬНОГО АППАРАТА С ФОРМОЙ РАКОВИНЫ CLAUSILIIDAE (GASTROPODA, PULMONATA)

А. А. Байдашников

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 28 декабря 1999

Морфологическая связь замыкательного аппарата с формой раковины Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata). Байдашников А. А. — Проанализированы параметры лопасти клаузилия (длина и ширина), раковины (число оборотов и высота раковины) и ее оборотов (ширина, междушовный промежуток и расстояние от вершины раковины), а также корреляция между этими параметрами у 4 видов Clausiliidae. Лопасть клаузилия, которая играет ведущую роль в управлении раковиной, сужается вместе с формой раковины по мере увеличения числа ее оборотов. Сужение раковины происходит двумя путями — при уменьшении ширины нижних оборотов либо при увеличении их междушовного промежутка (в зависимости от числа оборотов раковины). По мере возрастания числа оборотов длина лопасти клаузилия убывает относительно высоты раковины (не менее 0,10–0,11 высоты раковины) и при этом сильнее зависит от параметров оборотов. Рассмотрена также форма раковины, редкая для Clausiliidae и известная у видов других семейств.

Ключевые слова: лопасть клаузилия, замыкательный аппарат, параметры оборотов.

The Morphological Dependence Between the Closing Apparatus and the Shell Shape of Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata). Baidashnikov A. A. — The parameters of clausilium plate (length and width), shell (number of whorls, height) and whorl (width, inter-suture interval, distance from shell top) are examined in 4 species of Clausiliidae. The correlation between these parameters is also analyzed. The clausilium plate is leading in movement of the shell and is narrowed together with the shell shape in the process of the increasing of whorl number. The shell is narrowed in two ways: reduction of whorl width or by the increase of the inter-suture interval (depending on the whorl number in the shell). The length of clausilium plate decreases relatively to the height of shell (not less than the value 0.10–0.11 of the shell height) in the process of increasing the whorl number and reveals a growing dependence from the whorl parameters. The shell form of Clausiliidae and other families is analyzed.

Key words: clausilium plate, closing apparatus, parameters of whorls.

Введение

Связь между веретеновидной формой и внутренним армированием последних оборотов неоднократно отмечается для высокой раковины у видов разных семейств наземных моллюсков (Лихарев, 1962; Шилейко, 1984 и др.), но их раковина не имеет такой однообразной веретеновидной формы, как в случае Clausiliidae. Кроме того, ни одно семейство не обнаруживает внутреннего армирования последнего оборота раковины, подобного замыкательному аппарату Clausiliidae (Nordsieck, 1982). Раковина немногих видов Clausiliidae, отличающаяся редукцией элементов замыкательного аппарата, утрачивает веретеновидную форму (Лихарев, 1962). Поэтому поиск связи между замыкательным аппаратом и формой раковины Clausiliidae вынуждает еще раз проанализировать особенности их строения.

Материал и методы

В данной работе проанализированы преимущественно промеры лопасти клаузилия, раковины и ее оборотов (рис. 4, 6, 11) у более чем 450 особей (N), собранных автором на территории Украины и принадлежащих к видам разных подсемейств Clausiliidae (Nordsieck, 1979) — *Cochlodina orthostoma* (Menke, 1830) (N = 96), *Ruthenica filograna* (Rossmässler, 1836) (N = 112), *Clausilia dubia* Draparnaud, 1805 (N = 74), *Mentissa gracilicosta* (Rossmässler, 1836) (N = 172). Все промеры обработаны методом корреляционного и регрессионного анализа с помощью программы Statistica. Анализи-

руемые виды весьма отличаются по размерам раковин (рис. 12, 13), поэтому зависимость между некоторыми параметрами оборотов выражена в относительных величинах (по отношению к высоте раковины каждой особи — рис. 14–16, 19, 20). Однако коэффициент корреляции Пирсона, приведенный на рисунках 14, 15, 19, 20, рассчитан на основании абсолютных промеров. При этом схема изменения коэффициента корреляции вдоль раковины (ось ординат) использует относительную величину расстояния от вершины (ось абсцисс) того оборота, для которого приводится коэффициент корреляции его параметров с длиной и шириной лопасти клаузилия или числом оборотов раковины (ось ординат). Данная схема упрощается за счет среднеарифметической величины расстояния от вершины (ввод размаха вариабельности средней по каждому обороту вдоль многооборотной раковины весьма перегружает рисунки 14, 15, 19, 20).

Элементы замыкательного аппарата

Элементы замыкательного аппарата в разных вариантах его строения (Nordsieck, 1982) расположены таким образом, чтобы лопасть клаузилия беспрепятственно перемещалась из одного положения (из ниши между нижней и субколумеллярной пластинками) в другое (возле палатальных складок) и располагалась на уровне ее ниши между нижней и субколумеллярной пластинками. Лопасть полностью входит в нишу при вытягивании тела из устья и втягивании его обратно, что обусловливает расположение элементов замыкательного аппарата только вдоль части последнего оборота и с одной стороны от столбика (кроме рукоятки клаузилия). Клаузилий совмещает управление раковиной с защитой тела внутри нее от излишнего испарения влаги через устье и другими функциями. Функциональные нагрузки приходятся не на рукоятку, а на лопасть клаузилия (по крайней мере, на ничтожную часть рукоятки возле лопасти). Так, один из нескольких вариантов строения замыкательного аппарата, известный для рода *Graciliaria* и некоторых видов других родов из разных подсемейств Clausiliidae, отличается тем, что лопасть клаузилия с помощью других элементов более плотно закрывает просвет последнего оборота (хотя и не герметично) для защиты от излишнего испарения влаги через устье (Nordsieck, 1982). Вместе с тем, главная функция лопасти и вспомогательная у остальных элементов замыкательного аппарата заключаются в фиксации мускулатуры на последнем обороте и ее разделении на отдельные ветви для управления раковиной (Суворов, 1991). Полифункциональность клаузилия связана с центральным положением его лопасти (в полости последнего оборота и в структуре замыкательного аппарата), благоприятным для совмещения первостепенных функций (в частности, управления раковиной) с второстепенными.

Результаты и обсуждение

Положение лопасти клаузилия (только вдоль части последнего оборота и с одной стороны от столбика), необходимое для ее функционирования, обусловливает меньшую ширину лопасти и большую длину (рис. 6, 12, 13), лимитированную стенкой между предпоследним и последним оборотами. Полость для лопасти клаузилия образуется междушовным промежутком, постепенно увеличивающимся на раковине до максимального над устьем, и менее широким последним оборотом (относительно самых широких одного–двух предпоследних оборотов), свойственным для раковины веретеновидной формы. Простейшая модель данной формы характеризуется зависимостью между шириной оборотов и их расстоянием от вершины раковины, а связь между параметрами оборотов и лопасти клаузилия — коэффициентом корреляции. Зависимость длины лопасти от параметров нижних оборотов отражает также близкая скорость их возрастания (т. е. пропорциональное их изменение — см. уравнение регрессии) при увеличении числа оборотов раковины (рис. 12, 13, 17). Максимальная корреляция между ними в нижней половине раковины (рис. 14, 15) вытекает из параметрической связи оборотов (менее увеличивающаяся и, особенно, останавливающаяся в росте ширина оборотов зависит от большего междушовного промежутка — рис. 16) и длины лопасти клаузилия, лимитированной междушовным промежутком над устьем. Наименьшая ширина последнего оборота относительно предпоследнего наблюдается в месте расположения лопасти клаузилия, в связи с чем лопасть плотно закрывает просвет последнего оборота и тесно контактирует со складками мантии при управлении раковиной. Поэтому признаки веретеновидной формы в нижней половине раковины Clausiliidae, связанные с сужением последнего оборота относительно предпоследнего, обусловливают размещение и функционирование лопасти клаузилия внутри последнего оборота.

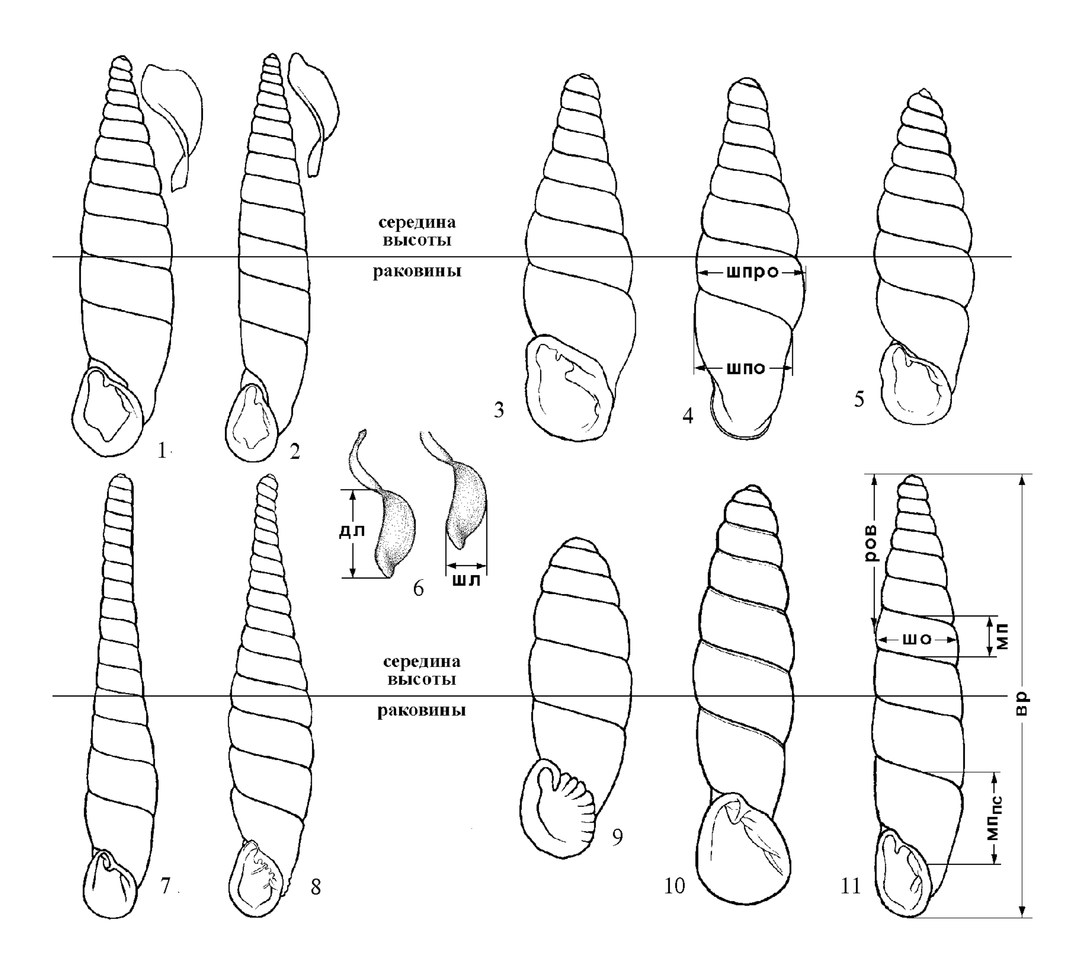


Рис. 1–11: 1–2 — раковина и клаузилий (увеличен в 2 раза по сравнению с раковиной) *M. gracilicosta*; 3–4 — раковина одной особи *C. orthostoma* (3 — устьем к наблюдателю; 4 — под углом примерно 135°): ШПРО — ширина предпоследнего оборота; ШПО — ширина последнего оборота; 5 — раковина *R. filograna*; 6 — промеры клаузилия: ДЛ — длина лопасти клаузилия; ШЛ — ширина лопасти; 7 — раковина *Acrophaedusa fruhstorferi* (по Loosjes, 1953); 8 — раковина *Quadriplicata dipolauchen* (по Лихарев, 1962 с изменениями); 9 — раковина *Oophaedusa ophidoon* (по Wenz et al., 1959–1960 с изменениями); 10 — раковина *Pseudonenia johorensis* (по Loosjes, 1953); 11 — раковина *C. dubia* и промеры: ШО — ширина оборота; РОВ — расстояние оборота от вершины раковины; МП — междушовный промежуток оборота; $МП_{ПС}$ — междушовный промежуток на последнем обороте от шва возле пупка до шва с предпоследним оборотом; ВР — высота раковины.

Fig. 1–11: 1–2 — the shell and the clausilium (enlarged 2 times as large as the shell size) of *M. gracilicosta;* 3–4 — a shell of same specimen of *C. orthostoma* (3 — the aperture facing the observer; 4 — the shell turned by approximately 135° versus position): ШПРО — the next to last whorl width; ШПО — the last whorl width; 5 — a shell of *R. filograna*; 6 — the clausilium dimentions: ДЛ — a length of clausilium plate; ШЛ — a width of clausilium plate; 7 — a shell of *Acrophaedusa fruhstorferi* (after Loosjes, 1953); 8 — a shell of *Quadriplicata dipolauchen* (after Likharev, 1962; changed); 9 — the shell of *Oophaedusa ophidoon* (after Wenz et al., 1959–1960; changed); 10 — the shell of *Pseudonenia johorensis* (after Loosjes, 1953); 11 — shell of *C. dubia* and the shell dimensions: ШО — a whorl width; РОВ — a distance from the top of shell; МП — a inter-suture interval; $МП_{ПС}$ — the inter-suture interval between the suture near umbilicus and the suture of next to last whorl; ВР — a height of shell.

Гораздо быстрее возрастающая высота раковины по сравнению с шириной предпоследнего оборота (самого широкого) отражает сужение формы раковины по мере увеличивающегося числа ее оборотов (рис. 12, 13). При этом разное возрастание параметров лопасти клаузилия приводит к тому, что лопасть сужается вместе с формой раковины (рис. 1, 2). Вследствие быстрого возрастания высоты раковины междушовный промежуток нижних оборотов и зависимая от него длина лопасти клаузилия уменьшаются относительно высоты раковины, увеличивающей число оборотов (рис. 18). Поскольку функциональные нагрузки прихо-

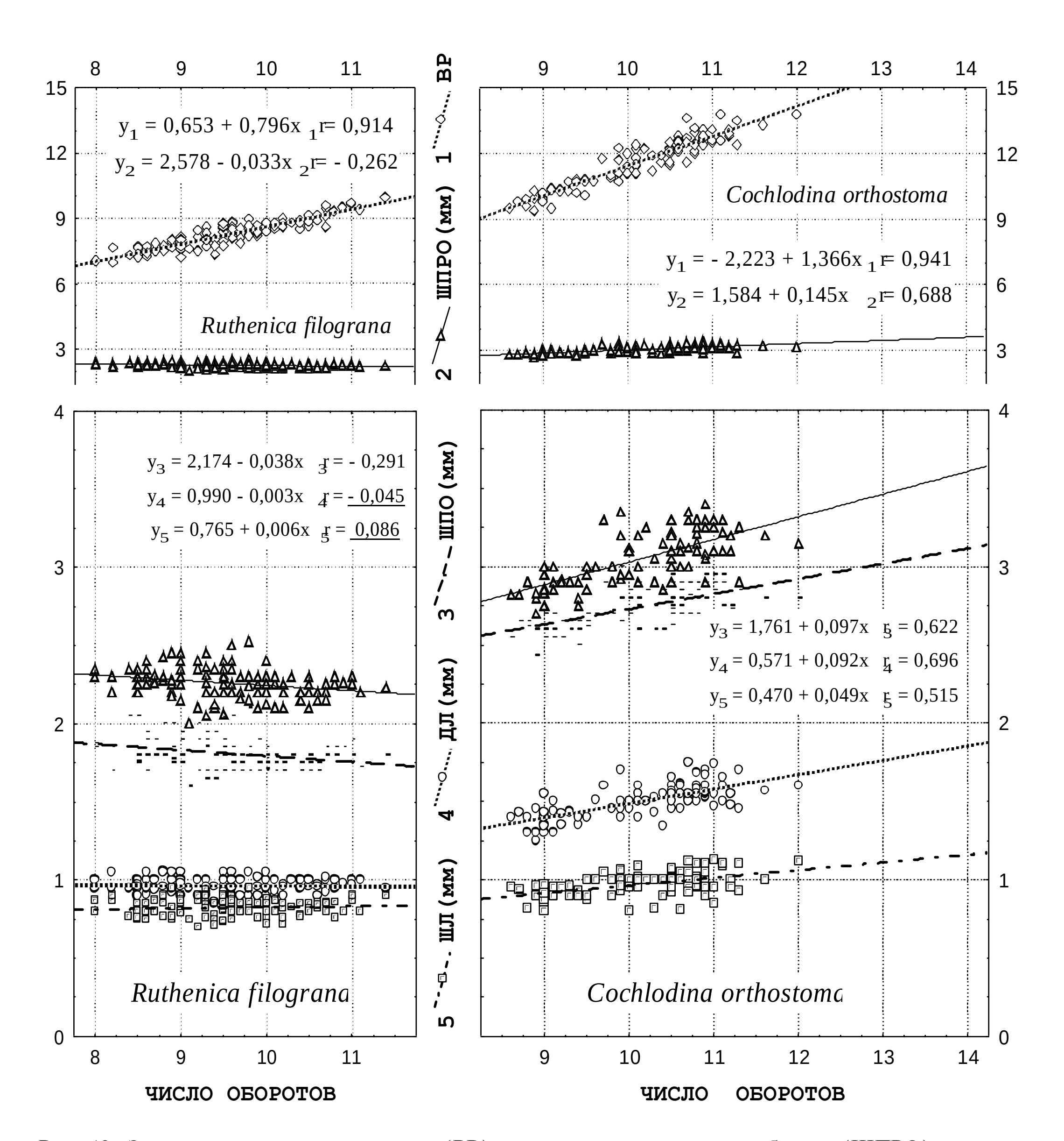


Рис. 12. Зависимость высоты раковины (ВР), ширины предпоследнего оборота (ШПРО), ширины последнего оборота (ШПО), длины лопасти клаузилия (ДЛ) и ее ширины (ШЛ) от числа оборотов раковины у *R. filograna* и *C. orthostoma*.

Fig. 12. The dependence of the several shell parameters (shell height (ВР), width of a next to last whorl (ШПРО), width of a last whorl (ШПО), length of a clausilium plate (ДЛ), width of clausilium plate (ШЛ)) on the shell whorl numbers of *R. filograna* and *C. orthostoma*.

дятся на лопасть клаузилия, то от ее длины зависит эффективность управления раковиной, увеличивающей число оборотов. Так, длина лопасти замедляет свое относительное уменьшение путем ее увеличения вдоль последнего оборота. Это увеличение обеспечивает подъем начала рукоятки клаузилия от рубежа последнего и предпоследнего оборотов более малооборотной и широкой раковины до последней трети и иногда почти половины предпоследнего оборота на более многооборотной и узкой (среди особей не только разных видов, но и одного).

Вместе с тем длина лопасти увеличивается вдоль последнего оборота лишь до тех пор, пока ее начало не приблизится к стенке, разделяющей предпоследний и последний обороты. Поэтому длина лопасти зависит также от изме-

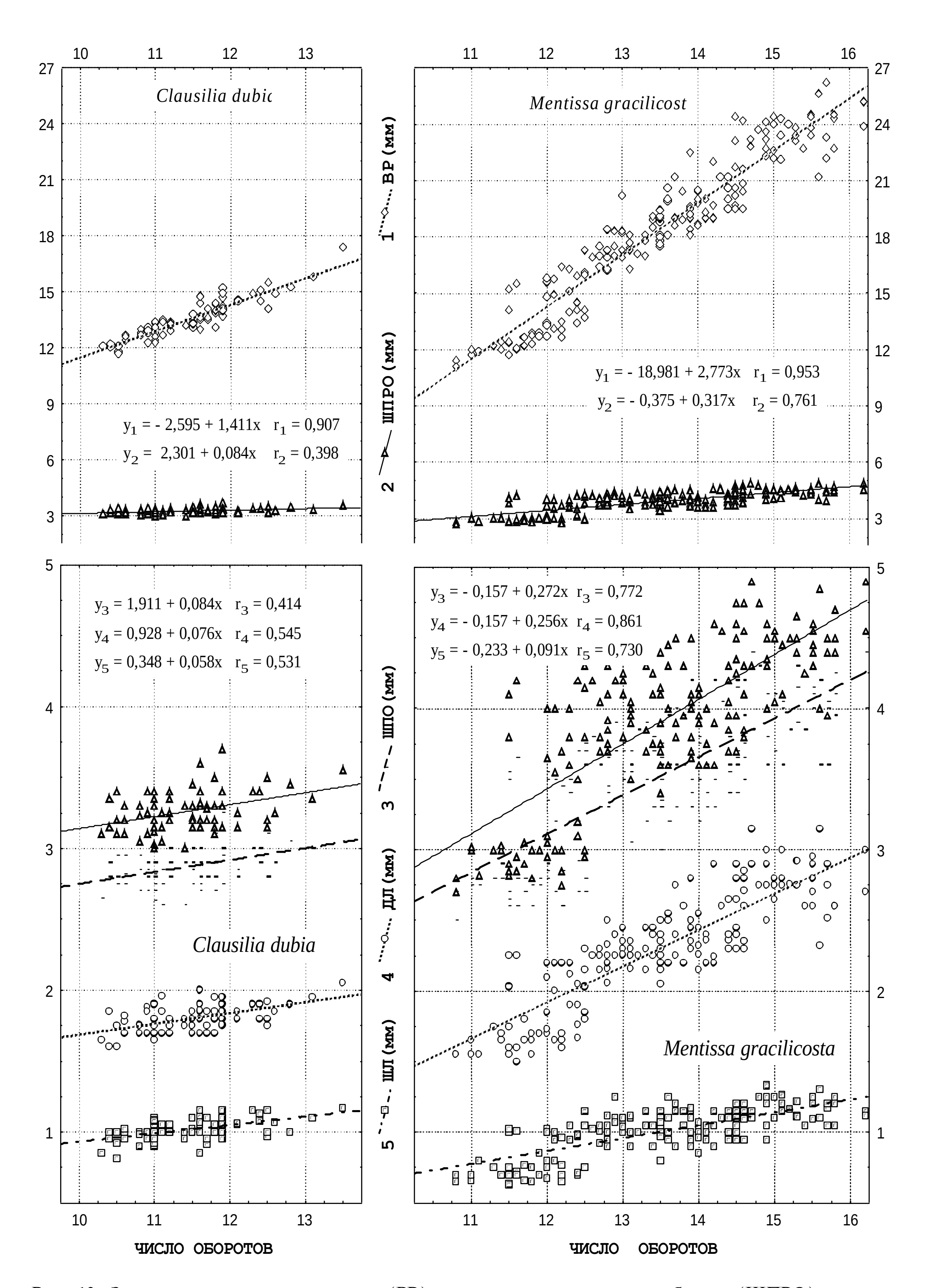


Рис. 13. Зависимость высоты раковины (ВР), ширины предпоследнего оборота (ШПРО), ширины последнего оборота (ШПО), длины лопасти клаузилия (ДЛ) и ее ширины (ШЛ) от числа оборотов раковины у *C. dubia* и *M. gracilicosta*.

Fig. 13. The dependence of the several shell parameters (shell height (ВР), width of a next to last whorl (ШПРО), width of a last whorl (ШПО), length of a clausilium plate (ДЛ), width of clausilium plate (ШЛ)) on the shell whorl numbers of *C. dubia* and *M. gracilicosta*.

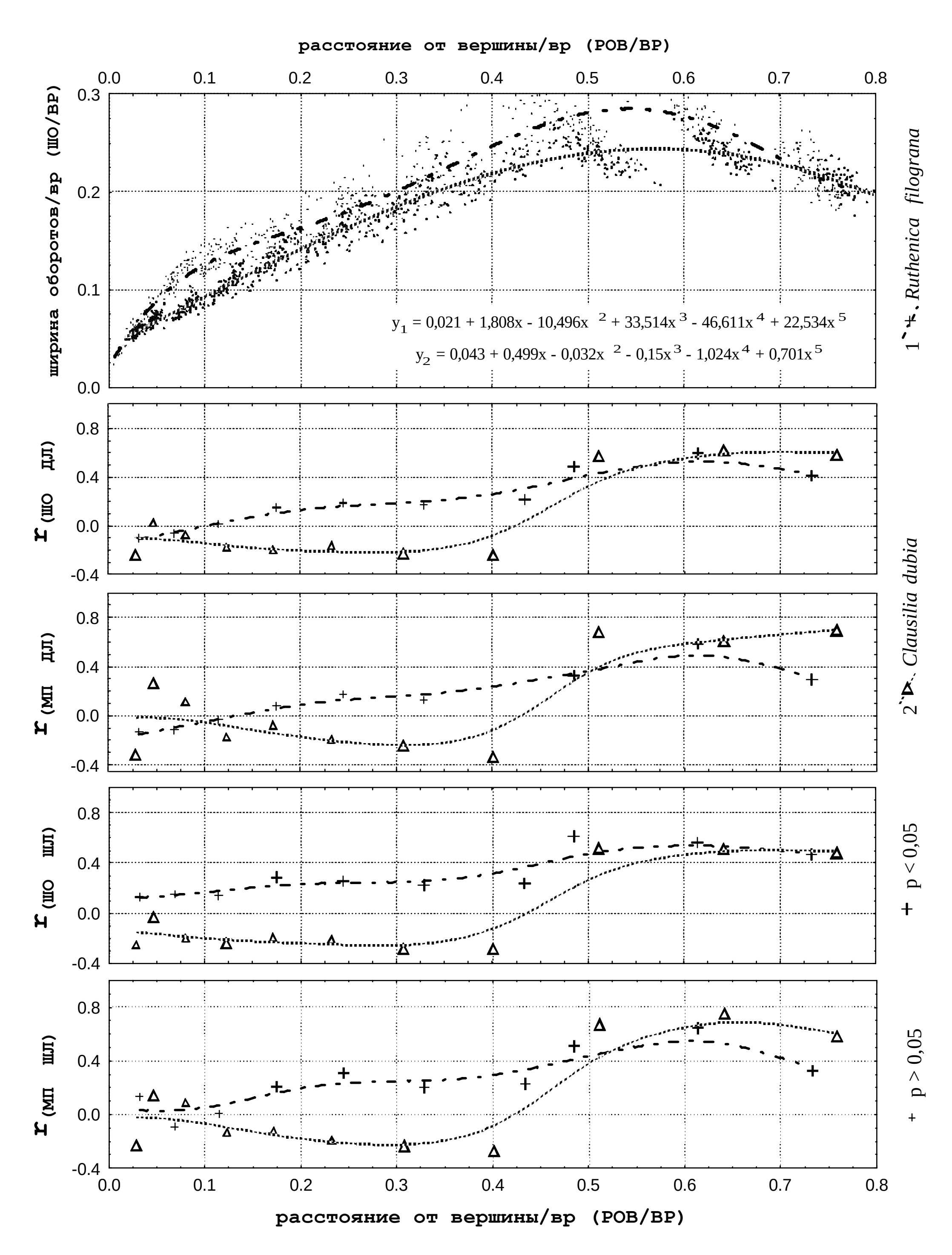


Рис. 14. Верхний рисунок — зависимость между относительной шириной оборотов (ШО/ВР) и их расстоянием от вершины раковины (РОВ/ВР) относительно высоты раковины (ВР). Нижние рисунки — изменение коэффициента корреляции вдоль раковины между шириной оборотов (ШО) и длиной лопасти клаузилия (ДЛ), междушовным промежутком (МП) и ДЛ, ШО и шириной лопасти клаузилия (ШЛ), МП и ШЛ у *R. filograna* и *C. orthostoma*.

Fig. 14. Upper figure: the relationships between the relative width of whorls (ШО/ВР) and the relative distance from the shell top (РОВ/ВР) versus to the shell height (ВР). Bottom figures: the correlations between whorl width (ШО) and the length of clausilium plate (ДЛ), between the inter-suture interval (МП) and the ДЛ, between whorl width (ШО) and the width of clausilium plate (ШЛ), between МП and the ШЛ of *R. filograna* and *C. orthostoma*.

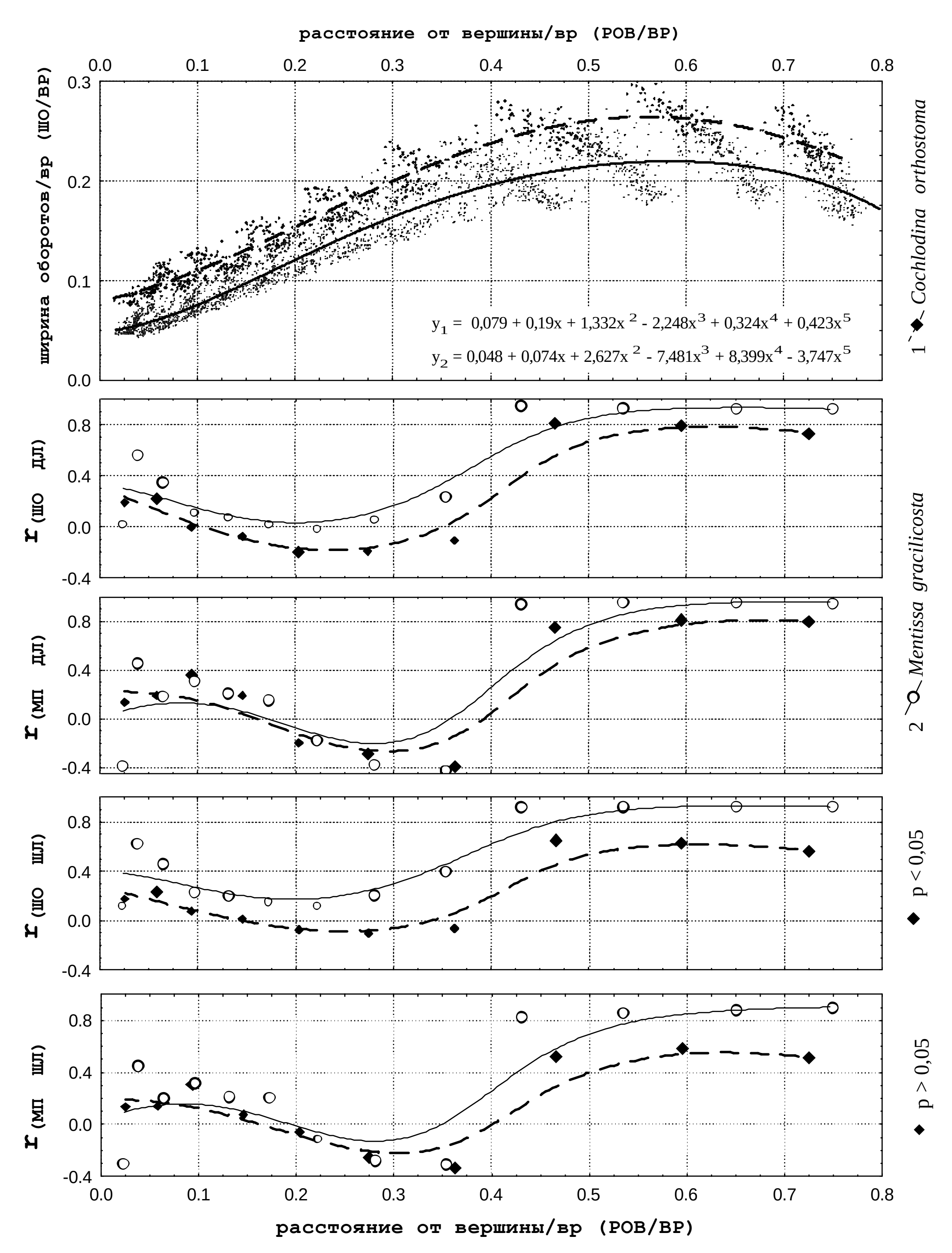


Рис. 15. Верхний рисунок — зависимость между относительной шириной оборотов (ШО/ВР) и их расстоянием от вершины раковины (РОВ/ВР), относительно высоты раковины (ВР). Нижние рисунки — изменение коэффициента корреляции вдоль раковины между шириной оборотов (ШО) и длиной лопасти клаузилия (ДЛ), междушовным промежутком (МП) и ДЛ, ШО и шириной лопасти клаузилия (ШЛ), МП и ШЛ у *C. dubia* и *M. gracilicosta*.

Fig. 15. Upper figure: the relationships between the relative width of whorls (ШО/ВР) and the relative distance from the shell top (РОВ/ВР) versus to the shell height (ВР). Bottom figures: the correlations between whorl width (ШО) and the length of clausilium plate (ДЛ), between the inter-suture interval (МП) and the ДЛ, between whorl width (ШО) and the width of clausilium plate (ШЛ), between the МП and the ШЛ of *C. dubia* and *M. gracilicosta*.

нения междушовного промежутка и ширины нижних оборотов при сужении формы раковины. Она сужается двумя путями — уменьшением ширины последних оборотов либо увеличением их междушовного промежутка в зависимости от числа оборотов раковины (рис. 12, 13, 17, 19, 20). Поскольку длина лопасти клаузилия увеличивается вдоль последнего оборота (благодаря подъему рукоятки клаузилия), то по мере изменения раковины от более малооборотной до многооборотной последний оборот изменяется до менее отличающейся ширины в его верхней и нижней части, чтобы лопасть клаузилия могла полностью располагаться вдоль своей ниши между нижней и субколумеллярной пластинками. Менее отличающаяся ширина последнего оборота в его верхней и нижней части образуется при сужении малооборотной раковины *R. filograna* первым путем и более многооборотной вторым путем среди остальных анализируемых видов. Вследствие изменения лишь ширины нижних оборотов параметры лопасти клаузилия не зависят от числа оборотов раковины *R. filograna* (рис. 12).

Второй путь (остальные из анализируемых видов) отличается от первого не только увеличением междушовного промежутка и параметров лопасти клаузилия вместе с числом оборотов раковины (рис. 12, 13, 17), но также длиной лопасти, медленнее уменьшающейся относительно высоты раковины (рис. 18) и более зависимой от параметров оборотов (рис. 14, 15). У малооборотной раковины длина лопасти медленнее уменьшается (рис. 18), благодаря быстрее увеличивающемуся междушовному промежутку вместе с числом оборотов (*C. orthostoma* — рис. 17) либо меньшему его увеличению при этом, но в сочетании с большим междушовным промежутком за счет меньшей ширины нижних оборотов, т. е. с большим сужением раковины (*C. dubia* — рис. 16). Многооборотная раковина (*M. gracilicosta*) отличается самым медленным уменьшением относительной длины лопасти (рис. 18) и ее максимально тесной связью с параметрами оборотов (рис. 15), обусловленными быстро увеличивающимся междушовным промежутком как вместе с числом оборотов (рис. 17), так и за счет меньшей ширины нижних оборотов (рис. 16). Следовательно, сужение раковины Clausiliidae вслед за увеличивающимся числом ее оборотов отражает возрастающую зависимость длины лопасти клаузилия от междушовного промежутка, замедляющую уменьшение длины лопасти относительно высоты раковины по мере большего числа оборотов.

Сужение формы раковины по мере увеличивающегося числа ее оборотов не останавливает уменьшение относительной длины лопасти клаузилия. Поэтому уменьшение относительной длины лопасти компенсирует особенности веретеновидной формы, которые понижают нагрузку на лопасть клаузилия и, следовательно, необходимость ее чрезмерной длины для управления раковиной. Так, самая многооборотная раковина Clausiliidae (17,5—18 об. — рис. 7, 8) отличается узкоцилиндрической верхней частью завитка и максимально широким оборотом вблизи устья (по крайней мере, ближе к нему, чем в случае более малооборотной раковины — рис. 1—11). Узкоцилиндрические черты указывают на минимальную массивность верхней части завитка, а положение максимально широкого оборота — на приближение к устью центра тяжести, связанного с самой широкой частью веретена.

Смещение центра тяжести по направлению от устья к вершине осложняет проблему управления раковиной с веретеновидной формой (Шилейко, 1984). Эта проблема решается расположением максимально широкого оборота полностью или большей его части ниже середины высоты более многооборотной раковины (рис. 1—11). Коэффициент корреляции между параметрами оборотов и их числом на раковине указывает не только на возрастающее расстояние от вершины (т. е. ближе к устью) нижних оборотов (максимально широких), но также на их увеличивающуюся ширину в сочетании с уменьшающейся шириной

верхних оборотов по мере изменения раковины до более многооборотной (рис. 19, 20). Раковина хорошо выраженной веретеновидной формы обладает не только узкоконическим завитком, но часто также слегка вогнутым к оси раковины контуром, образуемым верхними оборотами. Этот контур, изменяясь до более выраженного на самой многооборотной раковине (рис. 1–11), является вспомогательным для уменьшения нагрузки на лопасть клаузилия. Вогнутый контур образуется чуть большим междушовным промежутком последнего эмбрионального и первого (реже второго и третьего) постэмбрионального оборотов, чем у последующих оборотов, формирующих правильноконические черты. Этот параметр самых верхних оборотов положительно коррелирует с длиной и шириной лопасти клаузилия, если раковина имеет слегка вогнутый контур в верхней части завитка (рис. 14, 15).

Положение самого широкого оборота посередине высоты раковины в сочетании с выпуклой верхней частью завитка (вместо слегка вогнутой) должно создавать большую нагрузку на лопасть клаузилия, как и необходимость большей ее длины (по отношению к высоте раковины), чем в случае обычного завитка для раковины Clausiliidae. Такое строение раковины не исключается только при небольшом числе ее оборотов, связанном с более длинной лопастью клаузилия (по отношению к высоте раковины), чем в случае большого числа оборотов. Раковина отмеченного строения изредка наблюдается у некоторых вымерших и современных видов Clausiliidae, например родов *Oospiroides*, *Pseudonenia*, *Oospira*, *Oophaedusa* и некоторых других (Loosjes, 1953; Wenz et al., 1959–1960). Эти виды отличаются самой малооборотной для данного семейства раковиной (5–9 об.) и ее формой, редкой для Clausiliidae — от овальноверетеновидной до удлиненно-овальноверетеновидной (рис. 9, 10).

Промежуточная форма (между обычной для Clausiliidae и удлиненно-овальноверетеновидной) встречается у раковины *R. filograna* (рис. 5), но отсутствует у видов с большим числом оборотов (рис. 1–13). Раковина *C. orthostoma* (рис. 3, 4), несмотря на близкое число оборотов (рис. 12), не имеет подобной промежуточной формы. Вид *R. filograna* отличается от *C. orthostoma* и других анализируемых здесь видов отсутствием увеличения междушовного промежутка вместе с числом оборотов (рис. 17) и большей корреляцией (причем положительной) между параметрами оборотов и шириной лопасти клаузилия на среднем и частично верхнем участке завитка (рис. 14, 15). Именно эти участки, расширяясь при уменьшени числа оборотов (их число и ширина здесь коррелируют отрицательно, рисунок 19), иногда образуют удлиненно-овальноверетеновидную форму раковины *R. filograna*. Судя по анализируемым видам, форма варьирует от овальноверетеновидной до обычной для раковины Clausiliidae (т. е. с более узкоконическим завитком) по мере увеличения не только числа оборотов, но также изменения корреляции между параметрами лопасти клаузилия и оборотов в верхней и средней части завитка (ширина лопасти сильнее коррелирует с этими параметрами оборотов по мере более малооборотной и широкой раковины, а длина лопасти — по мере более многооборотной и узкой).

Раковина большинства видов Clausiliidae обычной для семейства формы образована более чем 9–10 оборотами, а немногих видов овальноверетеновидной либо удлиненно-овальноверетеновидной формы — менее чем 9–10 оборотами (Wenz et al., 1959–1960; Лихарев, 1962). Очевидно, это их число является пороговым в изменении корреляции между параметрами оборотов и лопасти клаузилия. Следовательно, форма раковины у большинства видов Clausiliidae, образуемая узкоконическим завитком и нередко слегка вогнутым контуром в его верхней части, не имеет альтернативного выражения, вследствие возрастающей зависимости длины лопасти клаузилия от параметров оборотов при изменении раковины до более многооборотной.

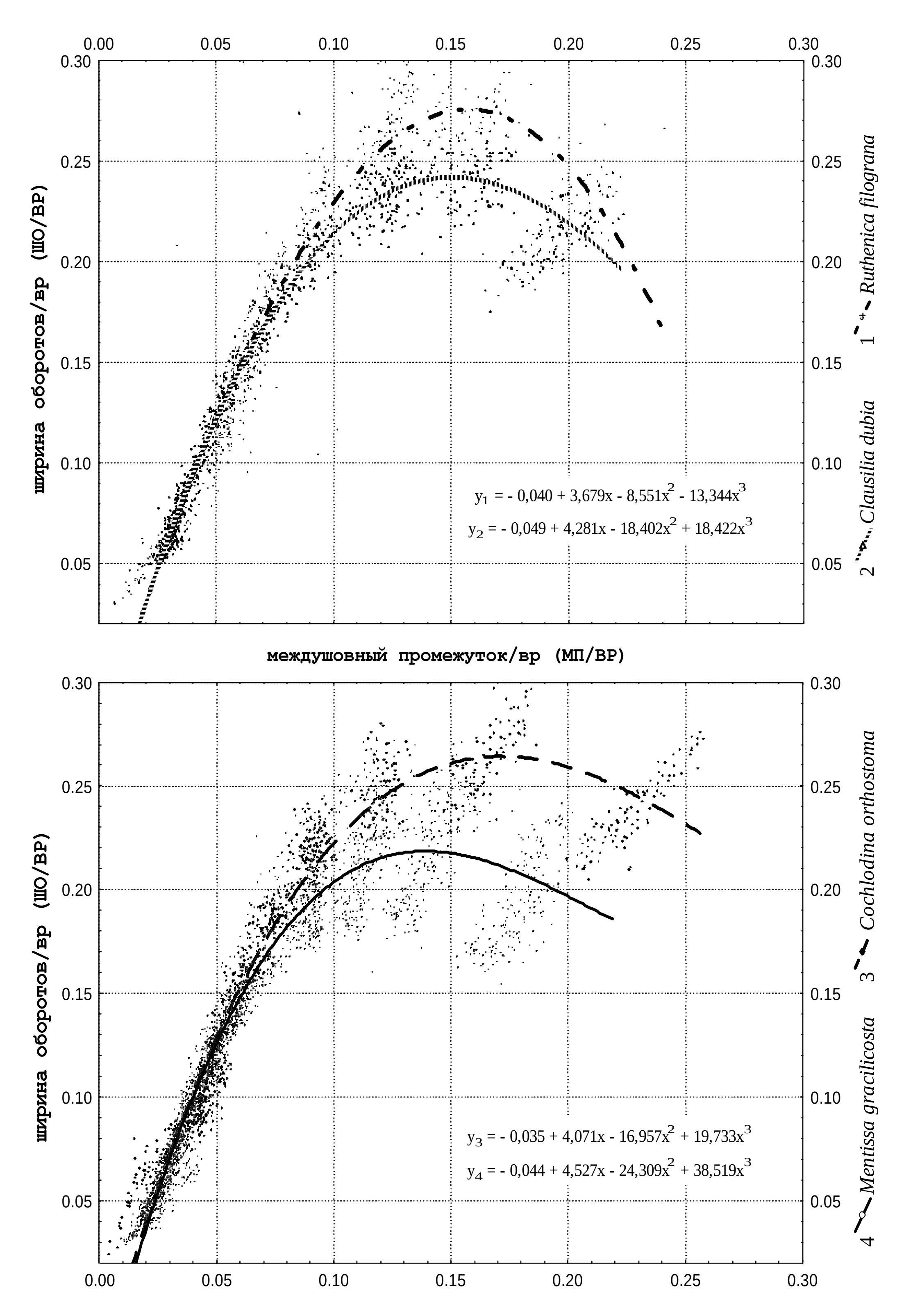


Рис. 16. Зависимость относительной ширины оборотов (ШО/ВР) от их междушовного промежутка (МП/ВР) по отношению к высоте раковины (ВР).

Fig. 16. The relationships between the relative width of whorls (ШО/ВР) and the relative inter-suture interval (МП/ВР, ВР — a shell height).

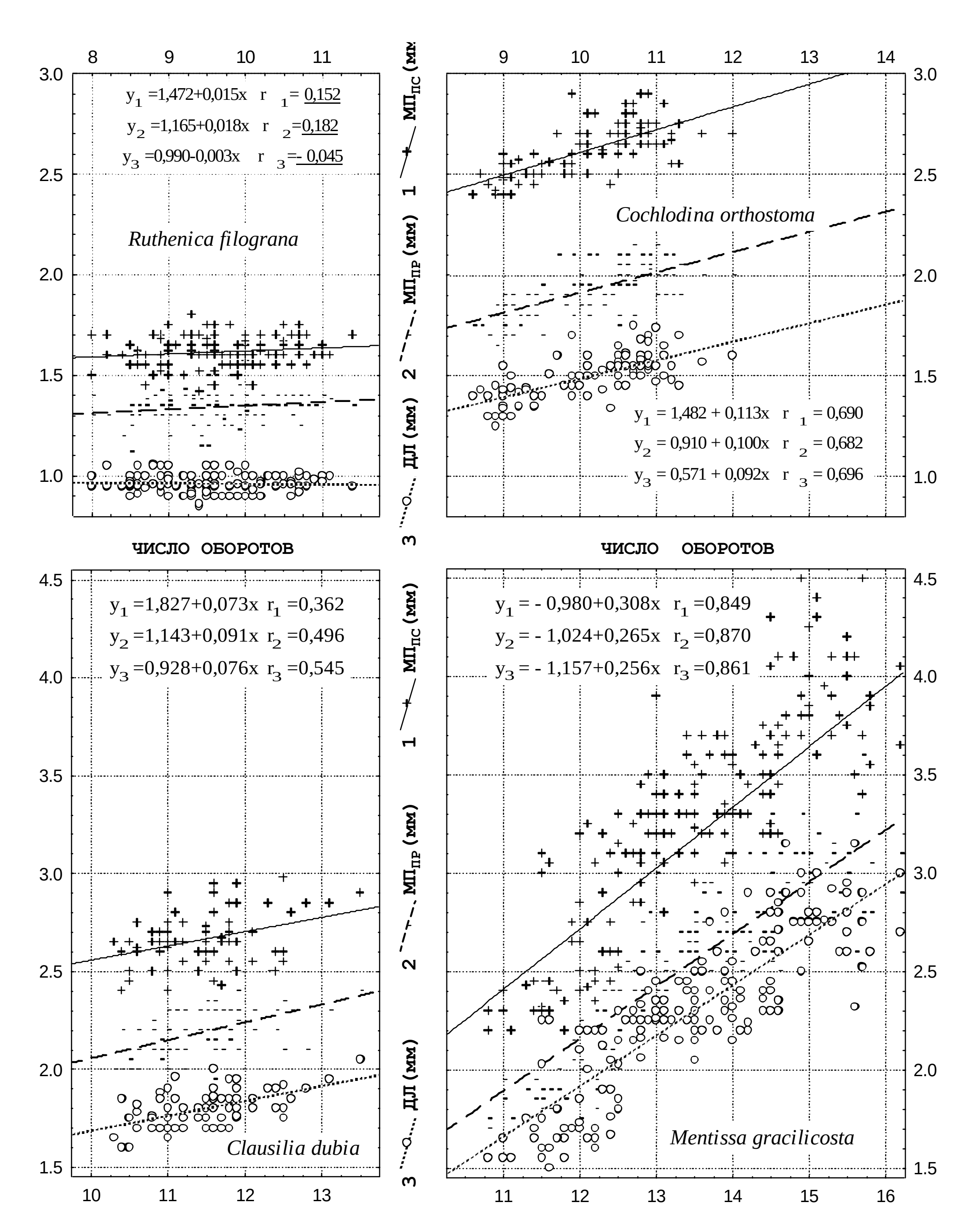


Рис. 17. Зависимость междушовного промежутка предпоследнего ($МП_{ПР}$) и последнего оборотов ($МП_{ПС}$) от числа оборотов раковины, а также длины лопасти клаузилия (ДЛ) от числа оборотов.

Fig. 17. The dependence of the several shell parameters (inter-suture interval of next to last whorl ($МП_{ПР}$), inter-suture interval of last whorl ($МП_{ПС}$), length of clausilium plate (ДЛ)) on the shell whorl number.

Сближение осей веретеновидной раковины и вытянутого тела, необходимое на вертикальных субстратах (Шилейко, 1984), достигается именно с помощью узкоконического завитка (часто со слегка вогнутым контуром в верхней части), характерного для хорошо выраженной веретеновидной формы раковины у большинства видов Clausiliidae. Поскольку вершина раковины свисает вниз при

подъеме клаузилиид по субстратам, то менее узкая и, следовательно, более массивная верхняя часть завитка иной формы могла бы оказаться в роли маховика при отклонении вершины раковины вправо или влево от вытянутого тела, затрудняя сближение их осей. Поэтому хорошо выраженная веретеновидная форма является более адаптированной к перемещению по вертикальным субстратам, чем иные вариации веретеновидной и другая форма высокой раковины. Кроме того, сближение осей раковины и вытянутого тела при иной форме, чем хорошо выраженная веретеновидная, создавало бы большую нагрузку на клаузилий и оттого необходимость более длинной его лопасти, что невозможно при уменьшении ее длины относительно высоты более многооборотной раковины. Узкоконический завиток, часто обнаруживающий слегка вогнутый к оси раковины контур в его верхней части, облегчает также поддержание высокой и узкой раковины над вытянутым телом при перемещении клаузилиид по горизонтальным поверхностям. Здесь она поддерживается над телом, хотя и кратковременно (для удобного расположения раковины перед ее волочением), но с большим трудом, чем на вертикальных субстратах. Поэтому функционирование и лимитированное положение лопасти клаузилия внутри последнего оборота способствует высокой адаптации раковины Clausiliidae к перемещению по вертикальным субстратам.

Сужение формы раковины хотя и замедляет уменьшение длины лопасти клаузилия относительно высоты более многооборотной раковины, но утрачивает свою эффективность при высоком числе оборотов. Видовой максимум их числа связан с сужением раковины (рис. 14, 15), скоростью увеличения междушовного промежутка (рис. 17), условиями обитания (требует отдельного обсуждения) и особенностями в расположении элементов замыкательного аппарата. Так, представители рода *Cochlodina* имеют низко опущенные нижнюю и субколумеллярную пластинки (почти до базального края устья), что обусловливает большую длину лопасти клаузилия, чем у других видов (рис. 18). Однако низко опущенная субколумеллярная пластинка препятствует развитию глубокого базального желоба и вместе с ним — более многооборотной раковины, известной у других видов (рис. 12, 13). Несмотря на разное число оборотов, его максимум сопровождается почти одинаковым минимумом относительной длины лопасти клаузилия (не менее 0,10—0,11 высоты раковины) у видов как с более малооборотной раковиной, так и с многооборотной (рис. 18). Очевидно, меньшая ее относительная длина является недостаточной для управления любой раковиной и соответствует числу оборотов, превышающему наблюдаемый его максимум. Самая многооборотная раковина Clausiliidae (без закономерной деколляции) образована 15—16, реже 17—18 оборотами и известна среди немногих видов (рис. 2, 7, 8). Судя по зависимости длины лопасти клаузилия и междушовного промежутка от числа оборотов (рис. 17), эти параметры отличаются не только скоростью увеличения у разных видов (см. уравнение регрессии), но и более близкими друг к другу величинами у вида с многооборотной раковиной, чем с малооборотной. Поэтому междушовный промежуток, который тоже уменьшается относительно высоты более многооборотной раковины (рис. 18), может быть недостаточным для образования минимально необходимой длины лопасти клаузилия (т. е. около 0,10—0,11 высоты раковины), если число оборотов превышало бы наблюдаемый его максимум у раковины Clausiliidae (15—16 и реже 17—18 об.).

Проблема уменьшающейся длины лопасти клаузилия относительно высоты более многооборотной раковины преодолевается также благодаря особенностям таксономических групп Clausiliidae и даже некоторых особей, позволяющим увеличивать или экономить место для лопасти внутри последнего оборота. Одну из этих особенностей представляет базальный желоб, характерный для раковины видов продвинутых подсемейств Clausiliidae (Лихарев, 1962; Nordsieck, 1978; 1979).

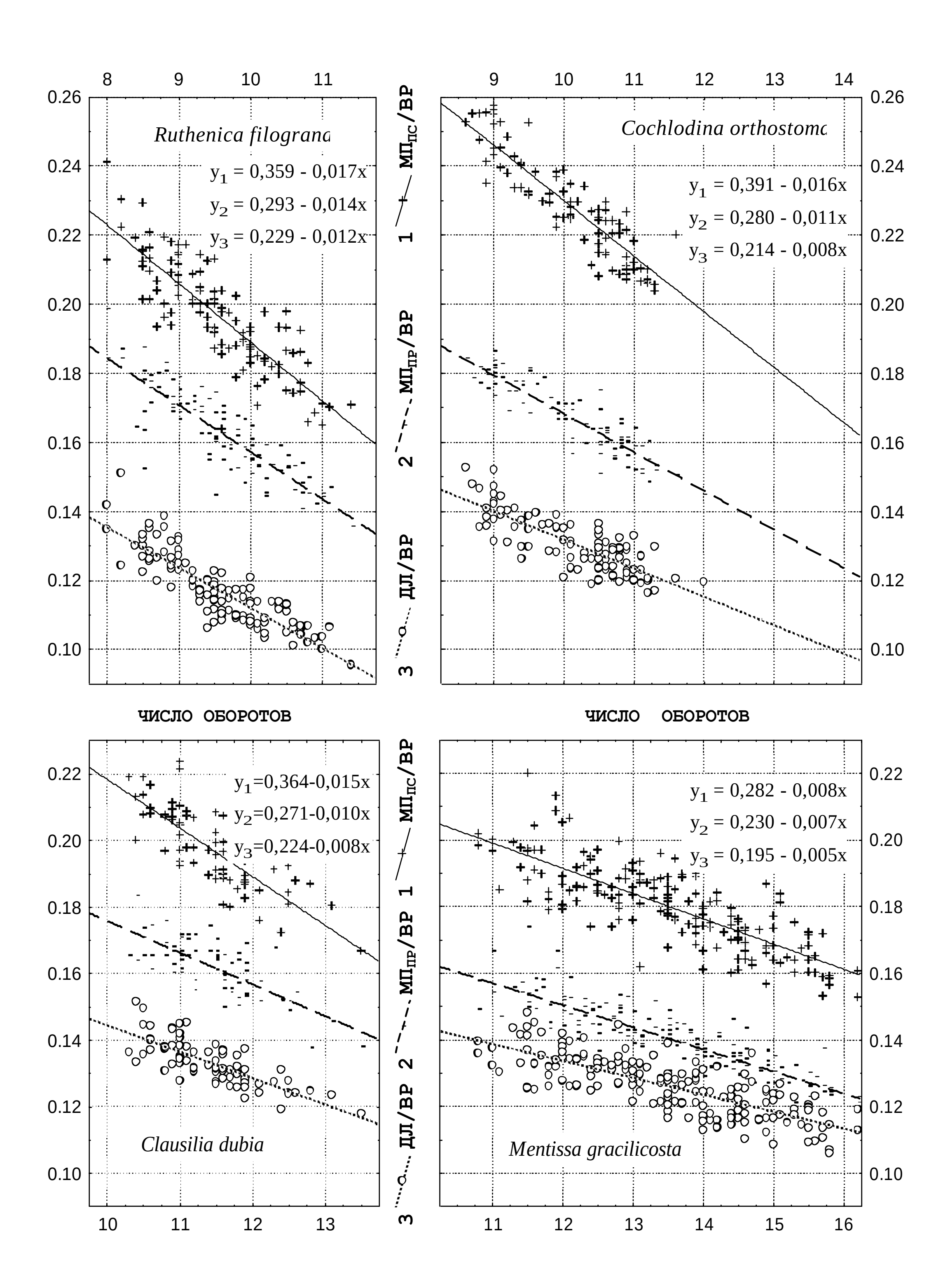


Рис. 18. Зависимость относительной величины междушовного промежутка предпоследнего ($МП_{ПР}$/ВР) и последнего оборотов ($МП_{ПС}$/ВР) от числа оборотов раковины, а также длины лопасти клаузилия (ДЛ/ВР) от числа оборотов (ВР — высота раковины).

Fig. 18. The dependence of the several shell parameters (a relative inter-suture interval of next to last whorl ($МП_{ПР}$/ВР), a relative inter-suture interval of last whorl ($МП_{ПС}$/ВР), a relative length of clausilium plate (ДЛ/ВР)) on the shell whorl numbers (ВР the height of shell).

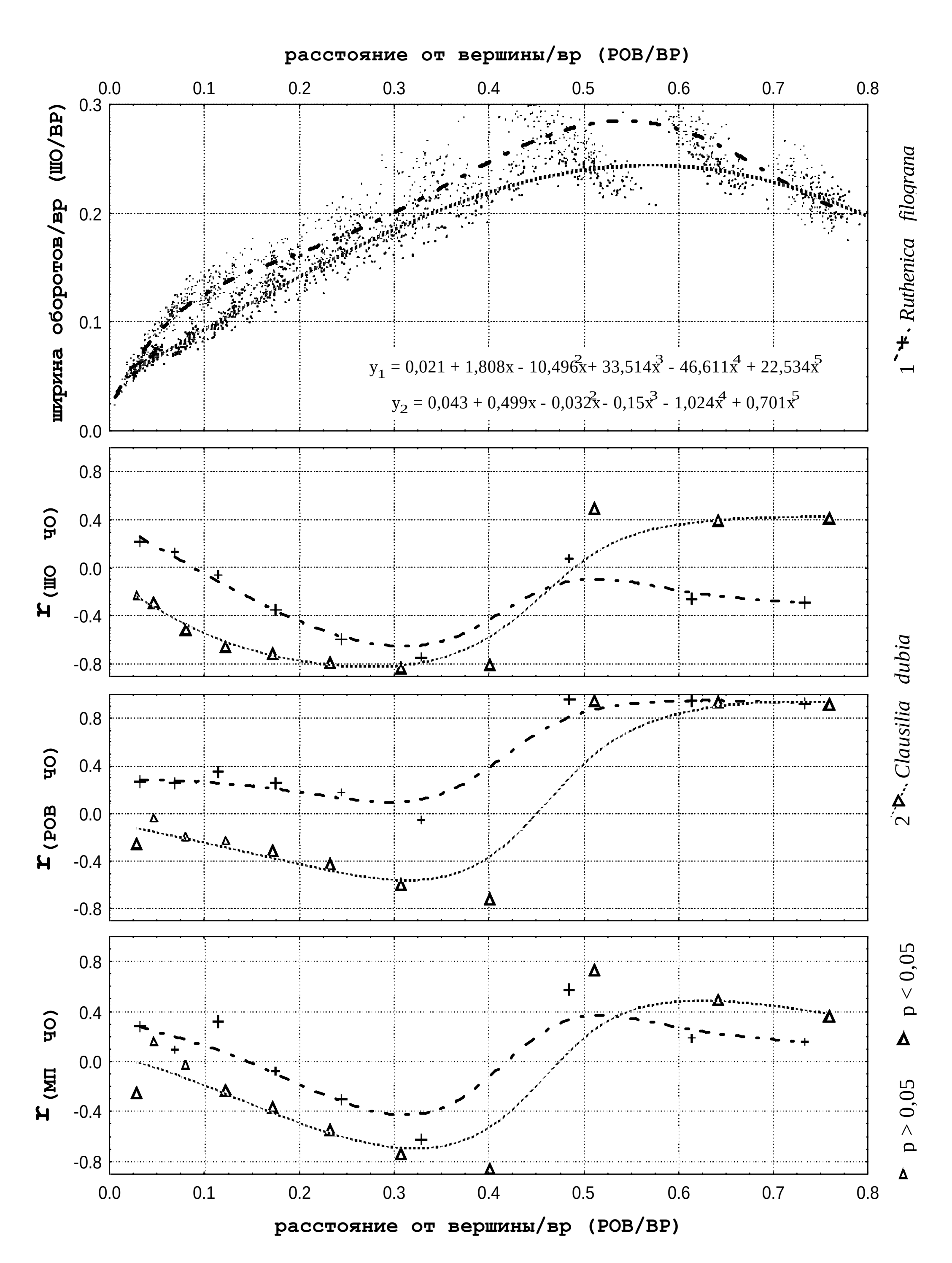


Рис. 19. Верхний рисунок — зависимость между относительной шириной оборотов (ШО/ВР) и их расстоянием от вершины раковины (РОВ/ВР) относительно высоты раковины (ВР). Нижние рисунки — изменение коэффициента корреляции вдоль раковины числа оборотов (ЧО) с шириной оборотов (ШО), их расстоянием от вершины раковины (РОВ) и междушовным промежутком (МП) у *R. filograna* и *C. orthostoma*.

Fig. 19. Upper figure: the relationships between the relative width of whorls (ШО/ВР) and the relative distance from the shell top (РОВ/ВР) versus to the shell height (ВР). Bottom figures: the correlations between the shell whorl number (ЧО) and the whorl width (ШО), between the ЧО and the distance from the shell top (РОВ), between the ЧО and the inter-suture interval (МП) of *R. filograna* and *C. orthostoma*.

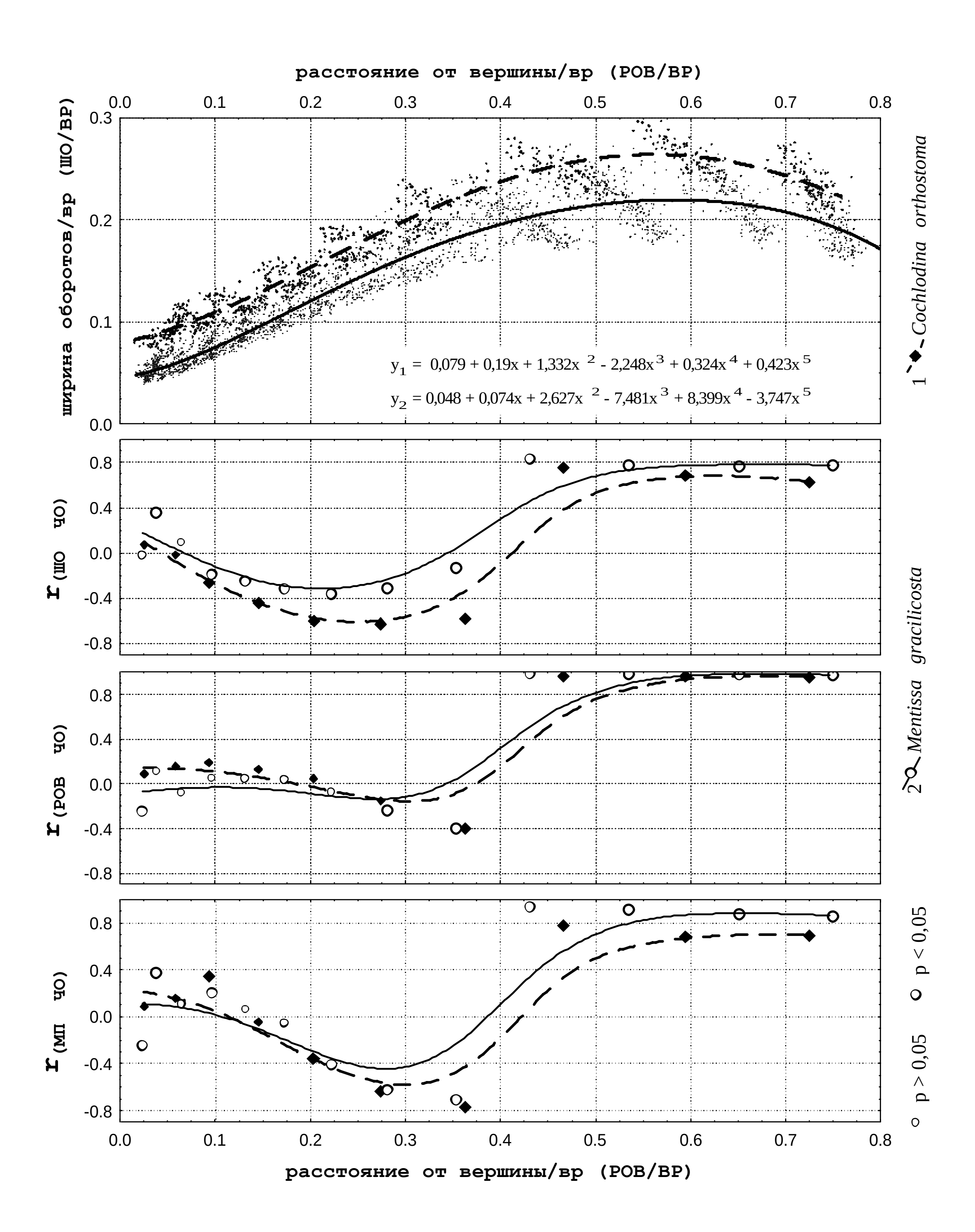


Рис. 20. Верхний рисунок — зависимость между относительной шириной оборотов (ШО/ВР) и их расстоянием от вершины раковины (РОВ/ВР) относительно высоты раковины (ВР). Нижние рисунки — изменение коэффициента корреляции вдоль раковины числа оборотов (ЧО) с шириной оборотов (ШО), их расстоянием от вершины раковины (РОВ) и междушовным промежутком (МП) у *C. dubia* и *M. gracilicosta*.

Fig. 20. Upper figure: the relationships between the relative width of whorls (ШО/ВР) and the relative distance from the shell top (РОВ/ВР) versus to the shell height (ВР). Bottom figures: the correlations between the shell whorl number (ЧО) and the whorl width (ШО), between the ЧО and the distance from the shell top (РОВ), between the ЧО and the inter-suture interval (МП) of *C. dubia* and *M. gracilicosta*.

Базальный желоб обеспечивает прохождение ноги при вытягивании тела из устья и становится глубже по мере увеличения числа оборотов раковины. Скошенное устье (из-за оттянутой от оси раковины нижней части последнего оборота — рис. 2) имеют виды разных подсемейств (особенно, особи с более многоборотной раковиной) и под углом располагает базальный желоб, который в данном случае занимает чуть меньше места под лопастью клаузилия, чем при обычном устье. Виды примитивных подсемейств Clausiliidae (Nordsieck, 1978) отличаются нижней и субколумеллярной пластинками, заканчивающимися на последнем обороте выше (на париетальной стенке устья), чем продвинутых (на колумеллярной стенке). Данное отличие связано с происхождением нижней пластинки (как субпариетальной), чаще сохраняющей исходное положение у видов примитивных подсемейств (Nordsieck, 1982). У последних выше заканчивающаяся нижняя и субколумеллярная пластинки образуют меньшую длину ниши и соответственно лопасти клаузилия вдоль последнего оборота, чем у видов продвинутых подсемейств. Менее длинная ниша и лопасть клаузилия в случае самой многооборотной раковины (17–18 об.) у представителей примитивных подсемейств компенсируется узкоцилиндрической верхней частью завитка и близко расположенным от устья максимально широким оборотом (рис. 7). Самая многооборотная раковина у видов продвинутых подсемейств, обладая более длинной нишей и лопастью клаузилия, отличается максимально широким оборотом, расположенным дальше от устья (рис. 8). Проблема недостаточно длинной ниши и лопасти клаузилия у видов примитивных подсемейств (например, рода *Laminifera*) преодолевается также с помощью апострофного образования устья, способствующего большему междушовному промежутку (над устьем) и вместе с ним также — большей длине лопасти клаузилия, чем при обычном образовании устья. Представители продвинутых подсемейств (в частности *M. gracilicosta*) обнаруживают апострофное устье изредка и лишь среди отдельных особей, причем с более многооборотной раковиной (более 14–15 об.). Апострофное устье представляет собой начальную стадию размыкания последнего оборота. Значительное и полное его размыкание (т. е. появление зазора между ним и завитком) гораздо больше увеличивало бы междушовный промежуток над устьем, но препятствовало перемещению лопасти клаузилия из одного положения в другое. Поэтому раковина Clausiliidae не обнаруживает размыкания последнего оборота. Проблема недостаточно длинной ниши и лопасти клаузилия решается также деколляцией верхних оборотов, закономерной для раковины многих видов примитивных подсемейств. Деколляция должна значительно уменьшать нагрузку на клаузилий, как и необходимость его чрезмерно длинной лопасти и ниши для нее вдоль последнего оборота.

Менее широкий последний оборот по сравнению с предпоследним иногда скрывается под отворотом устья в обычном положении раковины (т. е. устьем к наблюдателю), отчего ее форма выглядит башневидной, хотя в действительности является веретеновидной (рис. 3, 4). Поскольку менее широкий последний оборот обеспечивает функционирование лопасти клаузилия, то форма раковины Clausiliidae не может быть иной кроме веретеновидной. Однако это морфофункциональное ограничение исчезает по мере редукции клаузилия. Его редукция действительно влечет за собой изменение формы от веретеновидной до башневидной, но имеет место в случае сравнительно широкой и малооборотной раковины, как правило, образуемой не более чем 9–10 оборотами (Лихарев, 1962; Nordsieck, 1971; 1972). Как отмечалось выше, это число оборотов связано со слабой корреляцией длины лопасти клаузилия с междушовным промежутком, большим за счет меньшей ширины оборотов. Вместе с тем, слабая корреляция между ними служит лишь предпосылкой для изменения формы раковины от веретеновидной до башневидной. Дело в том, что клаузилий редуцируется только в условиях постоянно влажных местообитаний (Лихарев, 1962; Nordsieck, 1982).

Кроме того, редукция клаузилия наблюдается у одних представителей Clausiliidae и не встречается у других, нередко обитающих совместно с первыми. При этом он редуцируется не у всех рас одного вида (Nordsieck, 1982). Поскольку веретеновидная форма раковины отражает специализацию видов к подъему вверх по субстрату (Лихарев, 1962; Шилейко, 1984), то башневидная форма связывает их передвижение с вертикальными поверхностями меньше, чем веретеновидная (особенно, хорошо выраженная). Поэтому редукция клаузилия и вслед за ней изменение формы раковины от веретеновидной до башневидной обусловлены недостатком вертикальных субстратов лишь у некоторых видов или их отдельных рас в постоянно влажных местообитаниях.

В западной Палеарктике редукция элементов замыкательного аппарата в основном известна среди некоторых видов Балканского региона и ближайшей территории. Здесь наблюдается высокая численность клаузилиид в биотопах и их большое таксономическое разнообразие (Nordsieck, 1979), в том числе рода *Balea*. Поэтому *Balea perversa* (Linnaeus, 1758) — самый распространенный в Европе вид с полностью редуцированным замыкательным аппаратом — скорее всего является балканским и симпатрическим по происхождению (Nordsieck, 1982). Вероятно, редукция клаузилия и изменение формы раковины от веретеновидной до башневидной, обусловливающие симпатрическое формирование некоторых видов или их отдельных рас, стимулируются большим скоплением клаузилиид (как видов, так и их особей) и освоением свободных экологических ниш, непригодных для других видов Clausiliidae с хорошо выраженной веретеновидной формой раковины.

Высокая раковина у видов иных семейств управляется иначе, чем Clausiliidae, но часто тоже с помощью внутреннего армирования оборотов (Шилейко, 1979, 1984; Суворов, 1993). При этом отсутствует какой-либо аналог клаузилия, тесно связывающий положение и функции элементов армирования между собой. Поэтому, в отличие от замыкательного аппарата Clausiliidae, внутреннее армирование (например, Urocoptidae) занимает от нескольких нижних оборотов до одного из них либо полностью отсутствует. Вслед за его изменением форма раковины Urocoptidae изменяется от шиловидной и веретеновидной до булавовидной (т. е. с самым широким оборотом выше середины высоты раковины), конической и даже почти плоской. При этом число оборотов варьирует также широко (от 30—40 до 7—8 об.). Многооборотная раковина Urocoptidae веретеновидной формы порой отличается от таковой клаузилиид также расположением самой широкой части посередине своей высоты, вследствие меньшей ширины нескольких нижних оборотов, армированных внутри. Некоторые виды разных семейств (в частности, рода *Diaphera* — Streptaxidae; *Brachypodella*, *Gyraxis* — Urocoptidae) (Wenz et al., 1959—1960) обнаруживают значительное и полное размыкание последнего оборота и его вытягивание вдоль раковины (от частичного до почти полного), невозможные в случае Clausiliidae. Более многооборотная (до 20 об. и более), чем Clausiliidae, раковина видов иных семейств (например, *Megaspira* — Megaspiridae, *Holospira* — Urocoptidae) отличается также менее узкой верхней частью завитка. Представители Chondrinidae имеют внутреннее армирование только одного последнего оборота, как и Clausiliidae. Вместе с тем, форма раковины Chondrinidae изменяется от конической до веретеновидной. Поэтому иной вариант внутреннего армирования оборотов, в отличие от замыкательного аппарата Clausiliidae, сопровождается разнообразием не только формы, но и всего строения высокой раковины.

Замыкательный аппарат Clausiliidae и другие варианты внутреннего армирования оборотов у иных семейств представляют конхологический способ управления высокой раковиной, тогда как виды Buliminidae (= Enidae) и некоторых других семейств, вследствие значительной и полной редукции во внутреннем

армировании оборотов, отличаются анатомическим способом управления. Второй способ характеризуется разными формами раковины и в том числе веретеновидной, но последняя нередко встречается лишь среди отдельных видов и даже их некоторых популяций (например, среди видов рода *Brephulopsis* — Buliminidae). Анатомический способ управления высокой раковиной считается эволюционно более продвинутым по сравнению с конхологическим (Шилейко, 1984; Суворов, 1993). Вместе с тем представители Buliminidae имеют менее многооборотную и узкую раковину и, следовательно, являются менее специализированными к передвижению по вертикальным субстратам, чем виды Clausiliidae, Urocoptidae и некоторых иных семейств. Очевидно, структура замыкательного аппарата Clausiliidae или внутреннего армирования нижних оборотов Urocoptidae и некоторых иных семейств, связанная со сложно дифференцированной колумеллярной арматурой, обеспечивает управление многооборотной и узкой раковиной за счет более жесткой фиксации мускулатуры на последнем обороте и одновременно такого же более жесткого ее разделения на отдельные ветви (Шилейко, 1979; Суворов, 1991), чем в случае анатомического способа управления высокой раковиной. Поэтому конхологический способ управления многооборотной и узкой раковиной остается единственным у таксономических групп, самых специализированных к передвижению по вертикальным субстратам.

Лихарев И. М. Клаузилииды (Clausiliidae). — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. — 318 с. — (Фауна СССР. Моллюски; Т. 3, вып. 4).

Суворов А. Н. Морфо-функциональный анализ замыкательного аппарата двух видов клаузилиид (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. — 1991. — **70**, вып. 7. — С. 21—32.

Суворов А. Н. Вопросы функциональной морфологии устья пупиллоидных моллюсков (Gastropoda Pulmonata) // Ruthenica. — 1993. — **3**, № 2. — С. 141—152.

Шилейко А. А. Система отряда Geophila (= Helicida) (Gastropoda, Pulmonata) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1979. — **80**. — С. 44—69.

Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) — Л. : Наука, 1984. — 399 с. — (Фауна СССР. Моллюски; Т. 3, вып. 3).

Loosjes F. E. Monograph of the Indo-australian Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae, Phaedusinae) // Beaufortia (Zoological Museum, Amsterdam) — 1953. — **3**, N 31. — P. 3—226.

Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, IX. Dinarische Clausiliidae, III: Das Genus Herilla // Arch. Molluskenk. — 1971. — **101**, N 1—4. — S. 39—88.

Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XI. Neue Formen und taxonomische Revision einiger Gruppen der Alopiinae // Arch. Molluskenk. — 1972. — **102**, N 1—3. — S. 1—51.

Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XIX. Das System der Clausilien, I: Taxonomische Merkmale und Gliederung in Unterfamilien // Arch. Molluskenk. — 1978. — **109**, N 1—3. — S. 67—89.

Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XXI. Das System der Clausilien, II: Die rezenten europдischen Clausilien // Arch. Molluskenk. — 1979. — **109**, N 4—6. — S. 249—275.

Nordsieck H. Die Evolution des Verschlussapparats der Schlissmundschnecken (Gastropoda: Clausiliidae) // Arch. Molluskenk. — 1982. — **112**, N 1—6. — S. 27—43.

Wenz W., Zilch A. Euthyneura // Handbuch der Paläozoologie. Gastropoda. T. 2. — Berlin, 1959—1960. — 834 S.